飞蝗谷胱甘肽 *S*-转移酶基因克隆、序列分析及表达特征

张学尧[#]，王建新[#]，郭艳琼，张建珍[*]，马恩波[*]
（山西大学应用生物学研究所，太原 030006）

摘要：谷胱甘肽 *S*-转移酶(glutathione *S*-transferase, GST)是一类广泛分布的多功能超家族酶系，其中 Omega 家族 GST 在昆虫体内担负重要生理功能。为探讨飞蝗 *Locusta migratoria* Omega 家族 GST 功能，利用 RT-PCR 技术克隆得到 1 条飞蝗谷胱甘肽 *S*-转移酶 Omega 家族基因全长 cDNA，命名为 *LmGSTo*1（GenBank 登录号：JQ750592）。该基因开放阅读框长 738 bp，编码 245 个氨基酸。该酶含有 N-端和 C-端 2 个结构域，N-端结构域由 5 个 β-折叠和 3 个 α 螺旋组成，包括 4 个 GSH 结合位点；C-端结构域由 8 个 α 螺旋组成，含有 5 个底物结合位点。Real-time PCR 结果表明，*LmGSTo*1 在飞蝗不同龄期均有表达，在胃盲囊和中肠表达量较低，在前肠、马氏管、肌肉和脂肪体表达量较高；溴氰菊酯处理可导致 *LmGSTo*1 表达水平显著下降。这些结果为进一步研究 *LmGSTo*1 基因功能提供了依据。

关键词：飞蝗；谷胱甘肽 *S*-转移酶；基因克隆；序列分析
中图分类号：Q966 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2012)05-0520-07

Cloning, sequence analysis and expression profiling of glutathione *S*-transferase omega 1 gene from *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acridoidea)

ZHANG Xue-Yao[#], WANG Jian-Xin[#], GUO Yan-Qiong, ZHANG Jian-Zhen[*], MA En-Bo[*] (Institute of Applied Biology, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract: Glutathione *S*-transferases are a ubiquitous superfamily of multifunctional enzymes, in which Omega-class GST is responsible for important physiological function in insects. In this study, the full-length cDNA of a GST Omega gene from *Locusta migratoria* was cloned by RT-PCR technique, and named as *LmGSTo*1 (GenBank accession no. JQ750592). The open reading frame (ORF) of *LmGSTo*1 is 738 bp in length coding 245 amino acids. LmGSTO1 consists of an N-terminal domain and a C-terminal domain. The N-terminal domain includes five β-sheets and three α-turns, while the C-terminal domain is composed of eight α-turns. Temporal expression pattern revealed that *LmGSTo*1 was constitutively expressed in all developmental stages of the locust. Tissue expression profiling further indicated that *LmGSTo*1 was slightly expressed in midgut and gastric caecum and had higher expression levels in foregut, Malpighian tubules, fat body and muscle. The expression level of *LmGSTo*1 was significantly decreased after deltamethrin treatment. The results provide a basis for further studying the function of *LmGSTo*1.

Key words: *Locusta migratoria*; glutathione *S*-transferase (GST); gene cloning; sequence analysis

中国自古就是一个蝗灾频发的国家，受灾范围、受灾程度堪称世界之最。据考证，在中国历史上曾经发生的 940 次蝗灾中，有 90% 以上是飞蝗 *Locusta migratoria* 引起的。近几十年来反复的化学防治已使飞蝗对农药产生了抗药性(Yang *et al*., 2008)。本实验室前期工作表明，谷胱甘肽 *S*-转移酶是飞蝗对农药产生抗性的主要因素之一(Yang *et al*., 2009)，但其具体解毒机制尚不明了。

基金项目：国家自然科学基金项目(30970410, 31101463)；国家自然基金重大国际合作项目(30810103907)；高等学校博士学科点专项科研基金(20111401110006, 20111401120009)；农业部公益性行业科研专项(200903021)

作者简介：张学尧，男，1981 年 11 月生，山西临汾人，博士，讲师，研究方向为昆虫生物化学与分子生物学，E-mail: zxy@sxu.edu.cn；王建新，男，1987 年 5 月生，硕士，研究方向昆虫生物化学与分子生物学，E-mail: wang_jian_xin@163.com
[#]共同第一作者 Authors with equal contribution
[*]通讯作者 Corresponding authors, E-mail: maenbo2003@sxu.edu.cn; zjz@sxu.edu.cn

收稿日期 Received: 2012-01-06；接受日期 Accepted: 2012-03-28

谷胱甘肽 *S*-转移酶(glutathione *S*-transferase, GST)是一个由多基因编码的超家族酶系(余泉友等, 2010),广泛分布于动物、植物、酵母和细菌等好氧生物体内(Qin *et al.*, 2012)。GST 酶系家族庞大,根据其底物特异性、免疫反应以及氨基酸序列,GST 至少可以分为 15 个家族(Alpha, Mu, Pi, Sigma, Theta, Kappa, Omega, Zeta, Beta, Delta, Epsilon, Lambda, Phi, Tau 和 Rho)(Armstrong, 1997; Sheehan *et al.*, 2001),而多数昆虫 GST 可分为 6 个家族(Sigma, Omega, Zeta, Theta, Delta 和 Epsilon)(Ketterman *et al.*, 2011)。

GST 酶系不仅成员众多,功能也很复杂(Hayes *et al.*, 2004),主要生理功能有:(1)催化还原型谷胱甘肽(GSH)的巯基与一些内源或外源亲电子的有毒物质发生轭合反应,保护重要的亲核物质如蛋白质和核酸免受损伤,达到解毒目的;(2)具有谷胱甘肽过氧化物酶活性,能抵御氧自由基导致的脂质过氧化损伤;(3)能作为疏水性化合物的配体结合蛋白,参与这些物质的胞内运输和储存;(4)参与细胞信号通路的调节;(5)参与嗅觉调控。

Omega 家族 GST 担负重要生理功能(Board, 2011),人类 Omega 家族 GST 的突变不仅与帕金森症和老年痴呆症的致病机制有关(Li *et al.*, 2003),还与人体肿瘤的抑制过程紧密相关(Yin *et al.*, 2005)。尽管如此,Omega 家族 GST 在其他生物体内的研究还较薄弱。研究对象主要集中在小鼠 *Mus musculus*、秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans*、家蚕 *Bombyx mori* 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 等模式生物。线虫 Omega 家族 GST 拥有巯基氧化还原酶和脱氢抗坏血酸还原酶活力,负责修复氧胁迫损伤(Burmeister *et al.*, 2008)。家蚕 Omega 家族 GST 可被细菌、紫外线和化学药剂所诱导(Yamamoto *et al.*, 2011),花椒毒素可使斜纹夜蛾 Omega 家族 GST 的表达水平提高(Huang *et al.*, 2011)。

有关飞蝗 Omega 家族 GST 的工作目前还未见报道。本研究首次从飞蝗体内获得了 Omega 家族的 1 个 GST 全长基因(*LmGSTo*1),分析了其氨基酸序列特征,并构建了同源结构模型。利用实时定量 PCR(Real-time PCR)检测其在不同龄期和不同组织部位的时空表达特性,以及溴氰菊酯对 *LmGSTo*1 表达水平的影响,以期为从分子水平理解昆虫 Omega 家族 GST 的生理生化功能奠定基础,也为其作为飞蝗防治的潜在靶标基因提供研究线索。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

飞蝗卵购自河北沧州蝗虫养殖公司,置于人工气候箱孵化,温度为 30 ± 1℃,相对湿度为 50%,光照周期为 14L: 10D。若虫孵化后以新鲜麦苗饲喂,分别收集卵、1 – 5 龄若虫及成虫,解剖成虫不同组织部位,样品迅速放入液氮保存。

1.2 供试试剂

TRIzol、DNase Ⅰ、dNTP 和 SYBR Premix Ex Taq 购自大连宝生物公司,反转录酶为 Fermantas 公司产品,Master Mix 购自天根生化科技有限公司。

1.3 总 RNA 的提取和反转录

15 头飞蝗为 1 个生物学重复,每个组织部位或龄期设 3 个生物学重复。按 TRIzol 试剂使用说明提取总 RNA,凝胶电泳和紫外分光光度法检测和定量。以总 RNA 为模板,加入 DNase Ⅰ、反转录酶和 Oligo dT,反转录获得第一链 cDNA。

1.4 飞蝗 GSTo1 基因的扩增

根据飞蝗 EST 数据库信息,设计全长正反向引物 GSTo1F (5′-ATGAGCCAAAAACATTTAAGCAGAG-3′)和 GSTo1R (5′-TCAATTGCCAACAAGCATATCATAAT-3′),以 cDNA 为模板进行扩增。反应条件为 94℃预变性 5 min, 94℃ 30 s, 60℃ 40 s, 72℃ 1 min, 30 个循环; 72℃延伸 5 min。PCR 产物切胶回收后,双向测序获得全长序列。

1.5 序列分析

蛋白质分子量和等电点由 ProParam 软件预测,二级结构预测由 SOPMA 程序完成。蛋白质序列比对采用 Clustal X 2.1 软件;氨基酸序列聚类分析采用 MEGA 5.05 构建系统发育树;结构域分析由 SMART 程序完成,飞蝗 GSTO1 三维结构经由 SwissModel 服务器预测。

1.6 Real-time PCR 检测

根据 *LmGSTo*1 序列设计引物 RealF (5′-AGGTTTAAGAGATTGATGGAATGGA-3′) 和 RealR (5′-GCCAACAAGCATATCATAATCAGGA-3′),用 β-actin 基因作为内参。Real-time PCR 检测飞蝗 GSTo1 基因在不同组织、不同龄期以及不同溴氰菊酯浓度下的相对表达量变化。用丙酮将溴氰菊酯稀释为 3 个浓度,分别为 LC_{10}(0.04 μg/mL), LC_{30}(0.08 μg/mL)和 LC_{50}(0.12 μg/mL)。在飞蝗 3 龄若虫第 2 和第 3 腹节之间点滴 3 μL 不同浓度的溴

氰菊酯，对照点滴 3 μL 丙酮，每个重复处理 15 ~ 20 头若虫，每组处理设 3 个重复。室温正常饲养 12 h 后观察存活率，将存活的若虫收集并冻存于液氮中。Real-time PCR 体系、反应条件参考本实验室前期工作(Guo *et al*., 2012)。

1.7　数据统计与分析

数据分析采用 Duncan 氏新复极差法比较不同组间的差异，$P < 0.05$ 为显著差异，以字母标注法表示。

2　结果与分析

2.1　飞蝗 *GSTo*1 cDNA 序列的扩增

以飞蝗 cDNA 为模板，进行 RT-PCR 扩增，电泳检测为单一条带(图 1)。经双向测序获得了该基因的 cDNA 序列。该基因编码区全长 738 个碱基，编码 245 个氨基酸，将其命名为 *LmGSTo*1 (GenBank 登录号为 JQ750592)。对 LmGSTO1 进行 BLASTP 分析，结果显示该蛋白与其他昆虫的 GST 序列同源性极高(图 2)，其中与丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 的 GST 序列一致性达 60%，与西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的 GST 序列一致性达 59%，由此推测该酶属于谷胱甘肽硫转移酶。

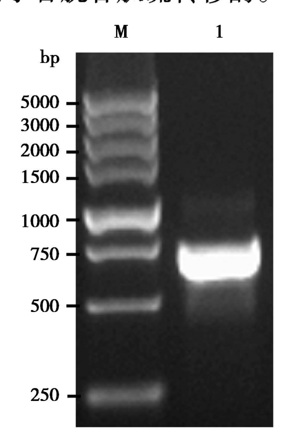


图 1　飞蝗 GSTo1 基因(*LmGSTo*1)PCR 扩增

Fig. 1　PCR amplification of *LmGSTo*1 gene from *Locusta migratoria*

M: DL5000; 1: PCR 产物 PCR product.

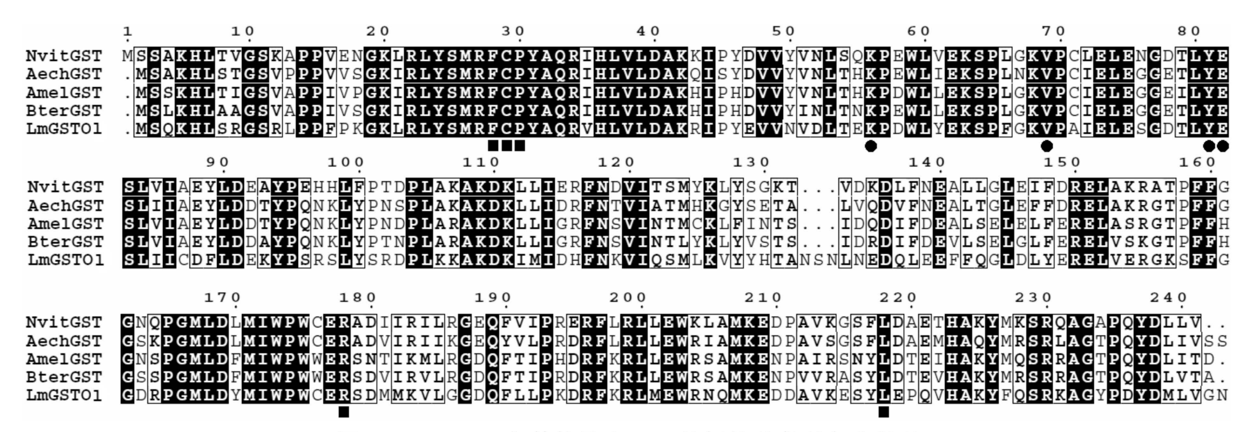


图 2　LmGSTO1 与其他昆虫 GST 的氨基酸序列多重联配

Fig. 2　Amino acid sequence alignment of LmGSTO1 with glutathione *S*-transferases from other insects

Nvit: 丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* (gi|289177000); Amel: 西方蜜蜂 *Apis mellifera* (gi|66499807); Aech: 切叶蚁 *Acromyrmex echinatior* (gi|332023303); Bter: 熊蜂 *Bombus terrestris* (gi|340716853); Lm: 飞蝗 *Locusta migratoria*. 圆形和正方形分别表示预测的 LmGSTO1 的 G-位点和 H-位点。Predicted G-site and H-site residues of LmGSTO1 are indicated by circle and square, respectively.

2.2　飞蝗 GSTO1 氨基酸序列分析

该酶理论分子量为 29.02 kDa，预测等电点为 6.97。用 SOPMA 程序预测蛋白质二级结构，α 螺旋占44.08%，β 片层为 13.47%，β 转角占3.67%，无规则卷曲为 38.78%。用 SMART 程序搜索到 2 个保守结构域：N-端结构域(第 18 ~ 91 位氨基酸)和 C-端结构域(第 98 ~ 213 位氨基酸)。谷胱甘肽 *S*-转移酶的 N-端结构域含有 GSH 结合位点，而 C-端结构域含有疏水底物结合位点，这两个位点构成了 GST 的活性中心。对比已有的晶体结构数据(Zhou *et al*., 2010; Chen *et al*., 2011)，推测该酶具有典型的 GSH 活性中心结构，其中 GSH 结合位点为 Lys55，Val68，Glu81 和 Ser82，疏水底物结合位点为 Phe27，Cys28，Pro29，Arg180 和 Phe229 (图 4: B)。

2.3　昆虫 GST 家族系统发育分析

采用 MEGA 软件基于 ME 法对冈比亚按蚊、家蚕、黑腹果蝇和飞蝗的 GST 氨基酸序列构建系统进化树。从图 3 可见，上述 4 种昆虫 GST 可分为 4 个大家族(Delta，Sigma，Epsilon 和 Omega)、2 个小家

族(Zeta 与 Theta)。Delta 和 Epsilon 家族处于同一分支，再与 Theta 家族聚为一簇；Omega 和 Zeta 家族聚类在一起，再与 Delta、Epsilon 及 Theta 家族聚为一簇。Sigma 家族与其他 5 个家族距离较远，独立成簇。LmGSTO1 与家蚕、黑腹果蝇和冈比亚按蚊中 Omega 家族 GST 聚为一簇，因此推测该基因属于飞蝗 Omega 家族 GST。

2.4　同源模建

将 LmGSTO1 序列提交到 SWISS-Model 服务器构建模拟结构。结果表明 LmGSTO1 拥有典型的 Omega 家族 GST 特征(图 4：A)：N-端结构域由 5 个 β-折叠和 3 个 α 螺旋组成，包含 1 个 ββαβαββα 结构单元和 1 个 28 位的特征性半胱氨酸残基，C-端结构域由 8 个 α 螺旋组成，二级结构元件相互之间以转角和无规则卷曲相互连接；LmGSTO1 含有 9 个活性位点(4 个 GSH 结合位点和 5 个疏水底物结合位点)，这些活性位点的残基类型和空间排布与人 GSTO1-1 基本一致(图 4：B)。这表明 LmGSTO1 不仅在蛋白整体结构上与 Omega 家族 GST 结构类似，活性位点也与其他 Omega 家族 GST 的空间排布相似。

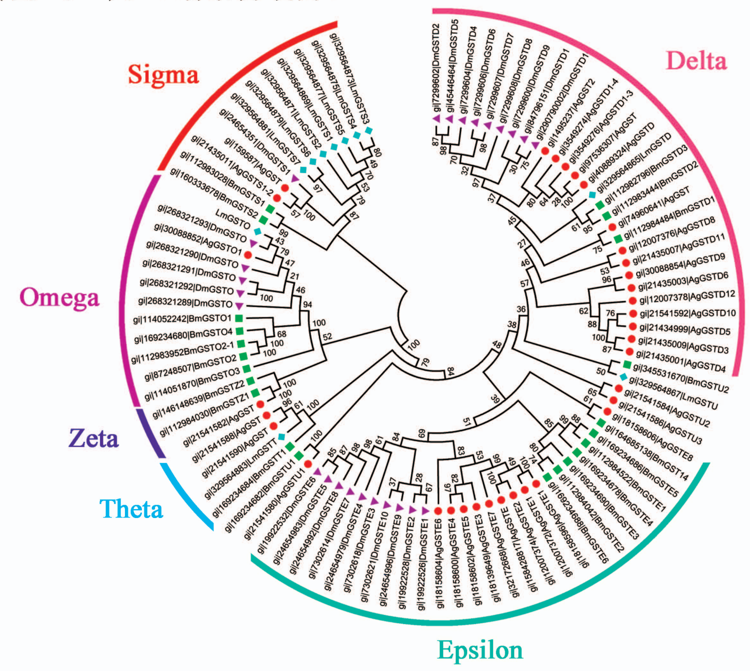


图 3　采用 ME 法构建的昆虫 GST 家族系统发育树

Fig. 3　Phylogenetic tree of insect GST family based on ME method

Ag：冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*；Bm：家蚕 *Bombyx mori*；Dm：黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*. gi：基因信息编号 geninfo identifier. 节点处数据表示重复 1 000 次的 bootstrap 值。Bootstrap values by 1 000 repeats are shown in the nodes.

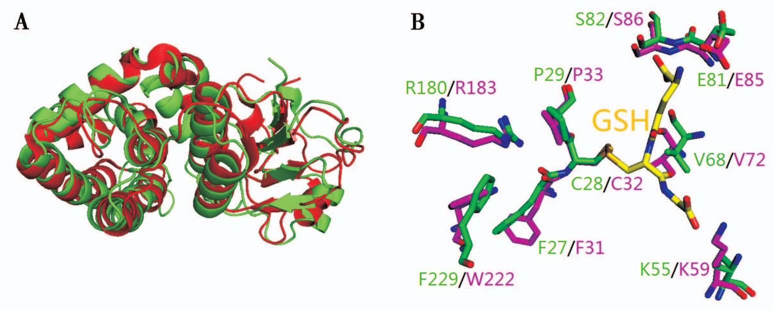


图 4　LmGSTO1 的同源模建

Fig. 4　Homology model of LmGSTO1

A：飞蝗 GSTO1(绿色)和人 GSTO1-1(红色)的整体结构比较 Overall structural alignment between LmGSTO1 (green) and human GSTO1-1 (red)；B：飞蝗 GSTO1(绿色)和人 GSTO1-1(红色)的活性残基结构比较 Structural alignment between active residues of LmGSTO1 (green) and human GSTO1-1 (red).

2.5 *LmGSTo*1 的相对表达检测

利用 Real-time PCR 对 *LmGSTo*1 在飞蝗不同龄期和不同组织部位的相对表达量进行检测。结果表明 *LmGSTo*1 在卵、1－5 龄若虫和成虫中均有表达，无显著性差异(图 5)。*LmGSTo*1 在胃盲囊和中肠表达量较低，在前肠、马氏管、肌肉和脂肪体表达量较高，而在后肠、血液和脑中表达量居中(图 6)。为检测溴氰菊酯对 *LmGSTo*1 转录水平的影响，采用 LC_{10}，LC_{30}和 LC_{50}浓度的溴氰菊酯处理飞蝗。结果表明 LC_{10} 和 LC_{50} 的溴氰菊酯浓度可显著降低 *LmGSTo*1 的表达水平，而 LC_{30} 的溴氰菊酯对 *LmGSTo*1 影响不明显(图 7)。

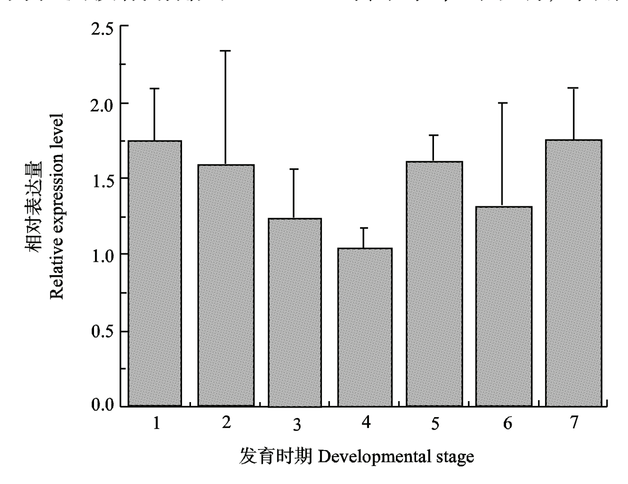


图 5 飞蝗不同发育阶段 *LmGSTo*1 的相对表达量

Fig. 5 Relative expression level of *LmGSTo*1 in different development stages of *Locusta migratoria*

1：卵 Egg；2：1 龄若虫 1st instar nymph；3：2 龄若虫 2nd instar nymph；4：3 龄若虫 3rd instar nymph；5：4 龄若虫 4th instar nymph；6：5 龄若虫 5th instar nymph；7：成虫 adult.

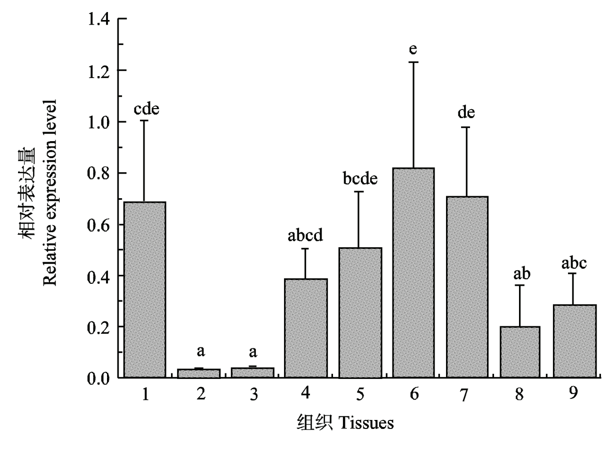


图 6 飞蝗成虫不同组织部位 *LmGSTo*1 的相对表达量

Fig. 6 Relative expression level of *LmGSTo*1 in different tissues of *Locusta migratoria* adults

柱上不同字母表示不同组间差异显著($P < 0.05$)；图 7 同。Different letters above bars indicate significant differences between different groups. The same for Fig. 7. 1：前肠 Foregut；2：胃盲囊 Gastric caecum；3：中肠 Midgut；4：后肠 Hindgut；5：马氏管 Malpighian tubule；6：脂肪体 Fat body；7：肌肉 Muscle；8：血液 Blood；9：脑 Brain.

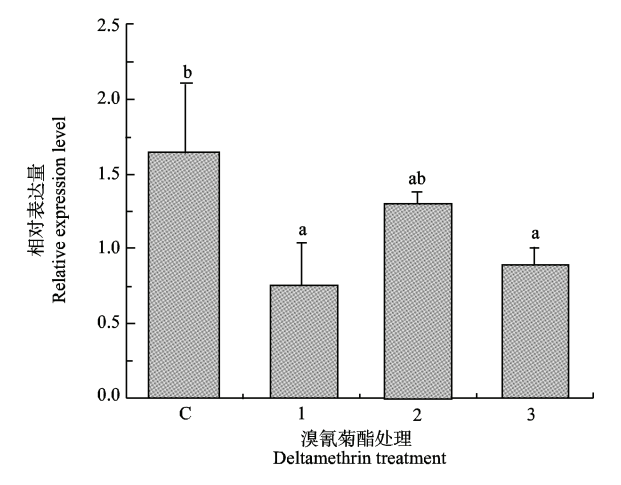


图 7 不同浓度溴氰菊酯对飞蝗 3 龄若虫体内 *LmGSTo*1 表达的影响

Fig. 7 Effects of deltamethrin treatment at different concentrations on *LmGSTo*1 expression in 3rd instar nymphs of *Locusta migratoria*

C：对照(丙酮) Control (acetone)；1：LC_{10} (0.04 μg/mL)；2：LC_{30} (0.08 μg/mL)；3：LC_{50} (0.12 μg/mL).

3 讨论

Omega 家族 GST 不仅具有明显的巯基转移酶和抗坏血酸氧化还原酶活性(Walters *et al.*, 2009)，还参与卤代酮的生物转化(Whitbread *et al.*, 2005)，也是昆虫体内应对环境压力和氧化胁迫的关键酶之一，因此研究 Omega 家族 GST 的结构与生理生化功能具有重要意义。

N-端结构域含有的活性位点半胱氨酸残基是 Omega 家族 GST 的特征之一，它首先与 GSH 的巯基形成二硫键(GSTO-Cys-SG)，再攻击含有巯基的化合物(氧胁迫条件下，蛋白常与 Cys 或 Met 发生加成反应，形成巯基化合物，使蛋白丧失活力)，生成 GSTO-Cys-S-SG 复合物，从而使化合物脱去巯基，解除氧胁迫。LmGSTO1 中 Cys28 及其周围残基不仅保守，而且在同源模拟结构中的位置与人 GSTO1-1 晶体结构中的活性残基 Cys32 的位置完全吻合。酶的结构，特别是活性中心关键残基的排布方式往往直接决定酶的功能，因此 LmGSTO1 可能拥有与人 GSTO1-1 类似的催化活力与生理功能。

在线虫和人体内，Omega 家族 GST 类似“管家

基因"维持恒定表达，它可通过去除蛋白上的巯基加合物来抵御氧胁迫(Board *et al*., 2000)。本研究结果表明，*LmGSTo*1 在飞蝗不同龄期均有表达，表明该酶属于组成型表达酶，在飞蝗整个生命过程中均起重要作用。*LmGSTo*1 在马氏管、脂肪体和肌肉中的表达量远高于其他组织部位，这与其他生物体内 Omega 家族 GST 分布情况类似(Walters *et al*., 2009)。马氏管和脂肪体是飞蝗重要的排泄和解毒器官，GST 在上述部位表达有助于飞蝗抵御体内有毒物质的侵害；飞蝗肌肉在飞行和跳跃中会消耗大量能量，并生成氧化代谢产物，导致活性氧自由基水平提高，GST 在肌肉中的表达有助于虫体维持正常的运动状态。此外，昆虫中肠和胃盲囊来源于内胚层，而前肠、后肠、脑、马氏管、脂肪体均由外胚层和中胚层发育而来，*LmGSTo*1 的组织分布差异也应与胚层的功能分化有关。

溴氰菊酯又名敌杀死，是一种常见的广谱性拟除虫菊酯类杀虫剂，具有高效、低毒、低残留等优点。该农药主要通过触杀和胃毒途径起效，兼有拒食和趋避作用，使昆虫神经膜钠离子通道持续开放，引起神经过度兴奋，导致害虫击倒或死亡。不仅如此，溴氰菊酯还能引起昆虫体内抗氧化酶系的响应。通常在轻微的农药胁迫下，虫体抗氧化酶活力先上升而后下降，而药剂浓度过高则抗氧化酶活力会直接下降。Omega 家族 GST 具有谷胱甘肽过氧化物酶以及巯基氧化还原酶和脱氢抗坏血酸还原酶活力，参与昆虫体内氧化胁迫修复过程，是昆虫抗氧化酶系统中的重要成员。本研究中 Real-time PCR 检测结果表明，较高的溴氰菊酯浓度(LC_{10} 和 LC_{50})可明显抑制抗氧化酶系基因 *LmGSTo*1 的表达水平。这与本实验室多种农药处理飞蝗引起 GST 酶活力水平下降的前期结果一致，进一步证明 *LmGSTo*1 的转录水平下降可能是溴氰菊酯抑制飞蝗 GST 酶活力的途径之一。

致谢　中国科学院动物研究所康乐研究员课题组提供 EST 数据库及相关 DNA 序列信息，谨致诚挚谢意。

参考文献(References)

Armstrong RN, 1997. Structure, catalytic mechanism, and evolution of the glutathione transferases. *Chem. Res. Toxicol.*, 10(1): 2-18.

Board PG, 2011. The omega-class glutathione transferases: structure, function, and genetics. *Drug Metab. Rev.*, 43(2): 226-235.

Board PG, Coggan M, Chelvanayagam G, Easteal S, Jermiin LS, Schulte GK, Danley DE, Hoth LR, Griffor MC, Kamath AV, Rosner MH, Chrunyk BA, Perregaux DE, Gabel CA, Geoghegan KF, Pandit J, 2000. Identification, characterization, and crystal structure of the omega class glutathione transferases. *J. Biol. Chem.*, 275(32): 24798-24806.

Burmeister C, Lüersen K, Heinick A, Hussein A, Domagalski M, Walter RD, Liebau E, 2008. Oxidative stress in *Caenorhabditis elegans*: protective effects of the omega class glutathione transferase (GSTO-1). *FASEB J.*, 22(2): 343-354.

Chen BY, Ma XX, Guo PC, Tan X, Li WF, Yang JP, Zhang NN, Chen Y, Xia Q, Zhou CZ, 2011. Structure-guided activity restoration of the silkworm glutathione transferase omega GSTO3-3. *J. Mol. Biol.*, 412(2): 204-211.

Guo YQ, Zhang JZ, Yang ML, Yan LZ, Zhu KY, Guo YP, Ma EB, 2012. Comparative analysis of cytochrome P450-like genes from *Locusta migratoria manilensis*: expression profiling and response to insecticide exposure. *Insect Sci.*, 19(1): 75-85.

Hayes JD, Flanagan JU, Jowsey IR, 2004. Glutathione transferases. *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.*, 45(1): 51-88.

Huang YF, Xu ZB, Lin XY, Feng QL, Zheng SC, 2011. Structure and expression of glutathione *S*-transferase genes from the midgut of the common cutworm, *Spodoptera litura* (Noctuidae) and their response to xenobiotic compounds and bacteria. *J. Insect Physiol.*, 57(7): 1033-1044.

Ketterman AJ, Saisawang C, Wongsantichon J, 2011. Insect glutathione transferases. *Drug Metab. Rev.*, 43(2): 253-265.

Li YJ, Oliveira SA, Xu P, Martin ER, Stenger JE, Scherzer CR, Hauser MA, Scott WK, Small GW, Nance MA, Watts RL, Hubble JP, Koller WC, Pahwa R, Stern MB, Hiner BC, Jankovic J, Goetz CG, Mastaglia F, Middleton LT, Roses AD, Saunders AM, Schmechel DE, Gullans SR, Haines JL, Gilbert JR, Vance JM, Pericak-Vance MA, 2003. Glutathione S-transferase omega-1 modifies age-at-onset of Alzheimer disease and Parkinson disease. *Hum. Mol. Genet.*, 12(24): 3259-3267.

Qin GH, Jia M, Liu T, Zhang XY, Guo YP, Zhu KY, Ma EB, Zhang JZ, 2012. Heterologous expression and characterization of a sigma glutathione S-transferase involved in carbaryl detoxification from oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen). *J. Insect Physiol.*, 58(2): 220-227.

Sheehan D, Meade G, Foley VM, Dowd CA, 2001. Structure, function and evolution of glutathione transferases: implications for classification of non-mammalian members of an ancient enzyme superfamily. *Biochem. J.*, 360(1): 1-16.

Walters KB, Grant P, Johnson DLE, 2009. Evolution of the GST omega gene family in 12 *Drosophila* species. *J. Hered.*, 100(6): 742-753.

Whitbread AK, Masoumi A, Tetlow N, Schmuck E, Coggan M, Board PG, 2005. Characterization of the omega class of glutathione transferases. In: HeLmut S, Lester P eds. Methods in Enzymology, Vol. 401. Academic Press, United States: 78-99.

Yamamoto K, Teshiba S, Shigeoka Y, Aso Y, Banno Y, Fujiki T, Katakura Y, 2011. Characterization of an omega-class glutathione S-transferase in the stress response of the silkmoth. *Insect Mol. Biol.*,

20(3): 379 - 386.

Yang ML, Zhang JZ, Zhu KY, Xuan T, Liu XJ, Guo YP, Ma EB, 2008. Increased activity and reduced sensitivity of acetylcholinesterase associated with malathion resistance in a field population of the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 91(1): 32 - 38.

Yang ML, Zhang JZ, Zhu KY, Xuan T, Liu XJ, Guo YP, Ma EB, 2009. Mechanisms of organophosphate resistance in a field population of oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 71(1): 3 - 15.

Yin S, Li X, Meng Y, Finley RL, Sakr W, Yang H, Reddy N, Sheng S, 2005. Tumor-suppressive maspin regulates cell response to oxidative stress by direct interaction with glutathione S-transferase. *J. Biol. Chem.*, 280(41): 34985 - 34996.

Yu QY, Fang SM, Zuo WD, Zhang Z, Lu C, 2010. Molecular cloning, sequence analysis and tissue expression characterization of glutathion-S-transferase gene *BmGSTz*1 in *Bombyx mori*. *Acta Entomologica Sinca*, 53(10): 1061 - 1068. [余泉友, 房守敏, 左伟东, 张泽, 鲁成, 2010. 家蚕谷胱甘肽-S-转移酶基因 *BmGSTz*1 的克隆、序列分析及组织表达特征. 昆虫学报, 53(10): 1061 - 1068]

Zhou H, Brock J, Casarotto MG, Oakley AJ, Board PG, 2010. Novel folding and stability defects cause a deficiency of human glutathione transferase omega 1. *J. Biol. Chem.*, 286(6): 4271 - 4279.

(责任编辑: 赵利辉)